

УДК 564.53:551.763.1

В. В. ДРУЩИЦ и Н. ХИАМИ

**СТРОЕНИЕ СЕПТ, СТЕНКИ ПРОТОКОНХА  
И НАЧАЛЬНЫХ ОБОРОТОВ РАКОВИНЫ  
НЕКОТОРЫХ РАННЕМЕЛОВЫХ АММОНИТОВ**

На основании изучения раковин двух видов раннемеловых аммонитов при помощи сканирующего электронного микроскопа получены новые данные об изменении в онтогенезе стенки протоконха, первых оборотов спирали, перегородок и септальных трубок. Особенности строения первичного валика позволяют выделять в развитии аммонитов две стадии — эмбриональную и постэмбриональную, а не три, как предлагает Х. Эрбен.

В последние годы при изучении раковины головоногих моллюсков и в особенности аммонитов был применен сканирующий электронный микроскоп. В микроскопе этого типа изображение объекта передается по принципу телевидения на два экрана размером  $100 \times 100$  мм каждый. Один экран предназначен для просмотра, второй — для фотографирования. Размер объекта не должен превышать 10 мм в диаметре. При рассмотрении структур можно использовать различные увеличения — от 30 до 140 000.

Новая методика исследований сразу же привлекла к себе внимание палеонтологов. О первых результатах изучения раковин аммонитов было опубликовано несколько заметок и статей (Друщиц, Барсков и Хиами, 1969; Birkelund, 1967; Birkelund and Hansen, 1968; Erben, Flajs and Siehl, 1968). Совсем недавно вышла из печати монография Х. Эрбена, Г. Флайса и А. Силя (Erben, Flajs und Siehl, 1969), в которой рассмотрено раннеонтогенетическое развитие структур раковины у наружнораковинных головоногих, в первую очередь аммонитов. Авторы изучили при помощи английского сканирующего микроскопа 139 раковин аммонитов, относящихся к 37 видам и 34 родам из карбона, триаса, юры и мела. Кроме того, они исследовали несколько раковин современных и древних наутилоидей. Результаты этого исследования представляют большой интерес и почти полностью совпадают с данными, полученными нами и Т. Биркелунд, хотя трактовка некоторых деталей структур не всегда однозначна. Биркелунд исследовала раковину у трех поздне меловых аммонитов, нами изучена структура стенки и септ у двух раннемеловых аммонитов — *Salfeldiella* и *Zurcherella*. При помощи японского сканирующего микроскопа JSM-2 были просмотрены и сфотографированы шлифы при увеличениях от 300 до 3000. Этому предшествовало (и всегда должно предшествовать) изучение шлифов при помощи обычного поляризационного микроскопа. Перед просмотром в электронном микроскопе шлифы протравлялись в течение 30 сек. 2%-ным раствором HCl. Протравленная поверхность опылялась золотом в вакуумном испарителе. Оператором на микроскопе был инженер В. М. Григорьев, выполнивший 40 снимков, из которых только небольшая часть помещена в статье. Пользуясь случаем, выражаем В. М. Григорьеву свою благодарность.

**Строение стенки протоконха и первого оборота.** У спирально свернутых аммонитов стенка протоконха и первого оборота построена из призматического слоя (рис. 1). В строении стенки не участвуют ни перламутровый, ни внутренний призматический слой. Толщина стенки протоконха у апикального конца составляет 4—5 мк, у дистального увеличивается до

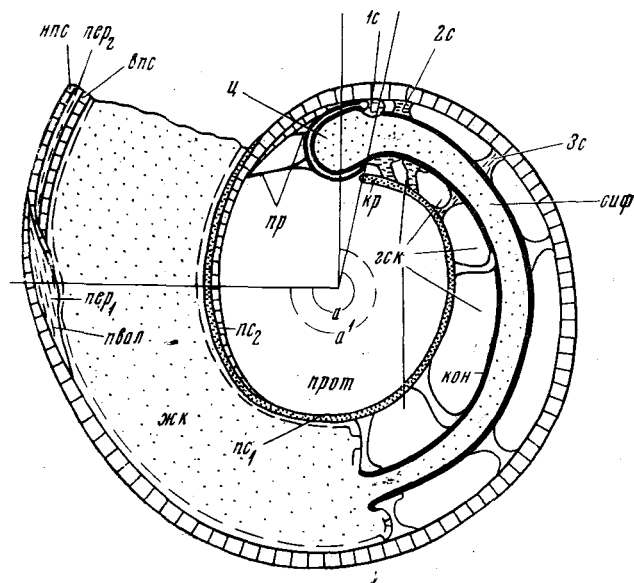


Рис. 1. Схема строения протоконха и первого оборота у свернутых аммонитов. Условные обозначения:  $a$  — угол первичного валика (предлагаемый вариант и измерения);  $a^1$  — угол первичного пережима (измерение по Гранжану),  $1с$  — первая септа, или просепта,  $2с$  — вторая септа,  $3с$  — третья септа,  $пс_1$  — первый призматический слой,  $пс_2$  — второй призматический слой,  $нпс$  — наружный призматический слой,  $впс$  — внутренний призматический слой,  $кон$  — конхиолиновый слой,  $пвал$  — первичный валик,  $пер_1$  — первичный перламутровый слой,  $пер_2$  — вторичный перламутровый слой,  $гск$  — гидростатические камеры,  $жк$  — жилая камера,  $прот$  — протоконх,  $пр$  — просифон,  $кр$  — кромка,  $ц$  — цекум,  $сиф$  — сифон

8—15 мк. Призматический слой протоконха и первого оборота, по данным Биркелунд, состоит из двух частей: наружной, построенной из незакономерно расположенных кристаллов, и внутренней, состоящей из продолговатых кристаллов, ориентированных перпендикулярно паружной поверхности. Примерно в конце первой половины оборота протоконха, на внутренней его стороне, появляется второй призматический слой; он постепенно утолщается и к началу первого оборота полностью замещает первый призматический слой. По своей микроструктуре второй слой напоминает первый. По данным Эрбена, Флайса и Силья, незакономерное расположение кристаллов в наружной части первого призматического слоя связано с неравномерным распределением органической основы.

По данным исследований, первый оборот состоит преимущественно из закономерно построенных призматических кристаллов (табл. I, фиг. 1, 2). Эрбен, Флайс и Силья предполагают, что первый призматический слой образует первичную стенку раковины, которая выклинивается у переднего края прот. веха. Вторичная стенка возникает примерно посередине протоконха; она образована вторым призматическим слоем и состоит из разного числа частей, обычно от двух до четырех, постепенно замещающих друг друга в пределах протоконха. Первый оборот состоит из одного призм-

матического слоя. У современного наутилуса стенка раковины, построенная из кристаллов арагонита, с самого начала (от апекса) состоит из трех слоев — наружного призматического, перламутрового и внутреннего призматического. В этом состоит одно из отличий между наутилоидеями и аммоноидеями.

**Строение первичного валика и появление перламутрового слоя.** Примерно в конце первого оборота у всех без исключения аммонитов, имеющих спирально свернутую раковину, наблюдается резкое утолщение раковинного слоя. Это утолщение предлагается называть первичным валиком (Друщиц и Хиами, 1969а). Ему на ядре соответствует пережим, получивший в литературе название «первичного пережима» (Шульга-Нестеренко, 1926; Богословская, 1959), «непионического пережима» (Huatt, 1872) или «второго изменения роста» (Erben, 1964—1965, 1966). Название «первичный валик» нам кажется более подходящим, чем «первичный пережим», так как в действительности в стенке раковины происходит резкое утолщение раковинного слоя, а пережим возникает только после захоронения аммонита и образования внутреннего ядра. Первичный валик образуется за счет внезапного появления и резкого утолщения пластинчатого, или перламутрового, слоя при одновременном выклинивании призматического слоя. До первичного валика, как выше уже отмечалось, в строении стенки протоконха и первого оборота пластинчатый слой не участвовал. Размеры первичного валика и его положение у разных аммонитов варьируют в довольно больших пределах. Длина первичного валика у представителей рода *Zurcherella* составляет 270 мк, а максимальная толщина — 23—27 мк; у видов рода *Salfeldiella* длина валика равна 250 мк, толщина — 27 мк. Толщина стенки в начале валика у обоих представителей равна 15 мк, а в конце валика, после появления двух новых слоев, составляет 20 мк. В месте наибольшего утолщения пластинчатого слоя с внутренней стороны стенки раковины возникает новый призматический слой, который затем переходит на внешнюю сторону (рис. 2) и создает наружный слой стенки второго оборота; под наружным призматическим слоем возникает новый пластинчатый слой. Одновременно с ним или несколько позднее создается внутренний призматический слой. У наших экземпляров этот слой наблюдается одновременно с пластинчатым. В ряде случаев, как отметили Эрбен, Флайс и Силь, внутренний призматический слой закладывался между концом второго и концом третьего оборотов, но в единичных случаях этот слой возник до возникновения перламутрового слоя и, таким образом, принимал участие в образовании первичного валика.

По нашим исследованиям, стенка раковины аммонита после первичного валика состоит из трех слоев — наружного призматического, пластинчатого и внутреннего призматического (табл. I, фиг. 3, 4). Наружный призматический слой слагается из небольших, немного косо ориентированных кристаллов. Пластинчатый слой построен из плоских кристаллов, расположенных параллельно внешнему краю раковины. В строении внутреннего призматического слоя принимают участие два типа кристаллов: короткие призматические, образующие внутреннюю часть слоя, и удлиненные призматические, создающие наружную часть внутреннего призматического слоя. Толщина описанных слоев, по данным Эрбена, Флайса и Силя, может значительно варьировать.

Аммониты, как показали наши исследования и исследования Биркелунд и Гансена, а также Эрбена, очень экономно строят новую часть раковинной трубки. Они образуют, начиная со второго оборота, так называемую ложную трубку, при построении которой в качестве дорсальной стенки служит наружная поверхность вентральной стороны предшествующего оборота. У представителей *Protetragonites* и *Aconoceras* в образовании дорсальной стенки принимает участие тонкая часть внутреннего призматического слоя. Она в виде тонкой оболочки покрывает вентральную

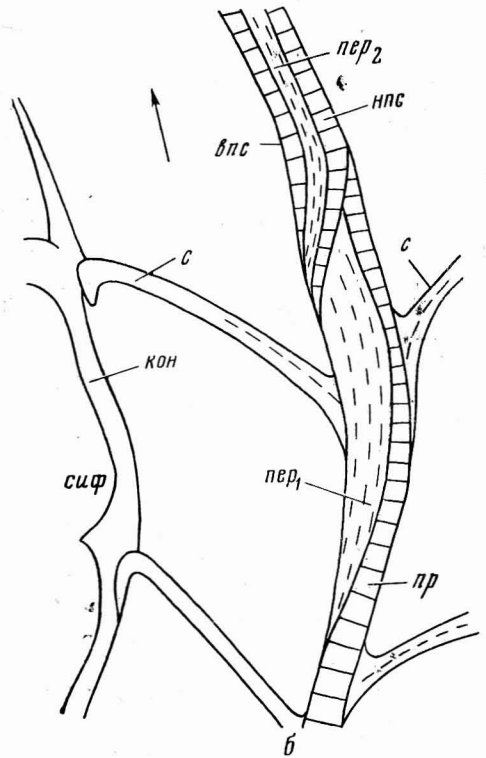
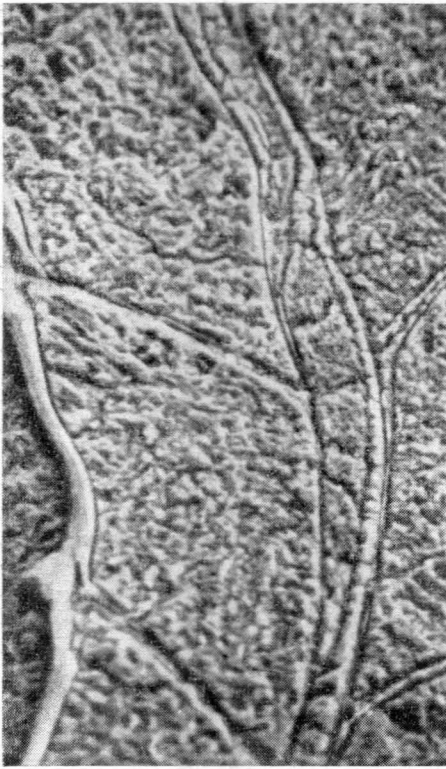
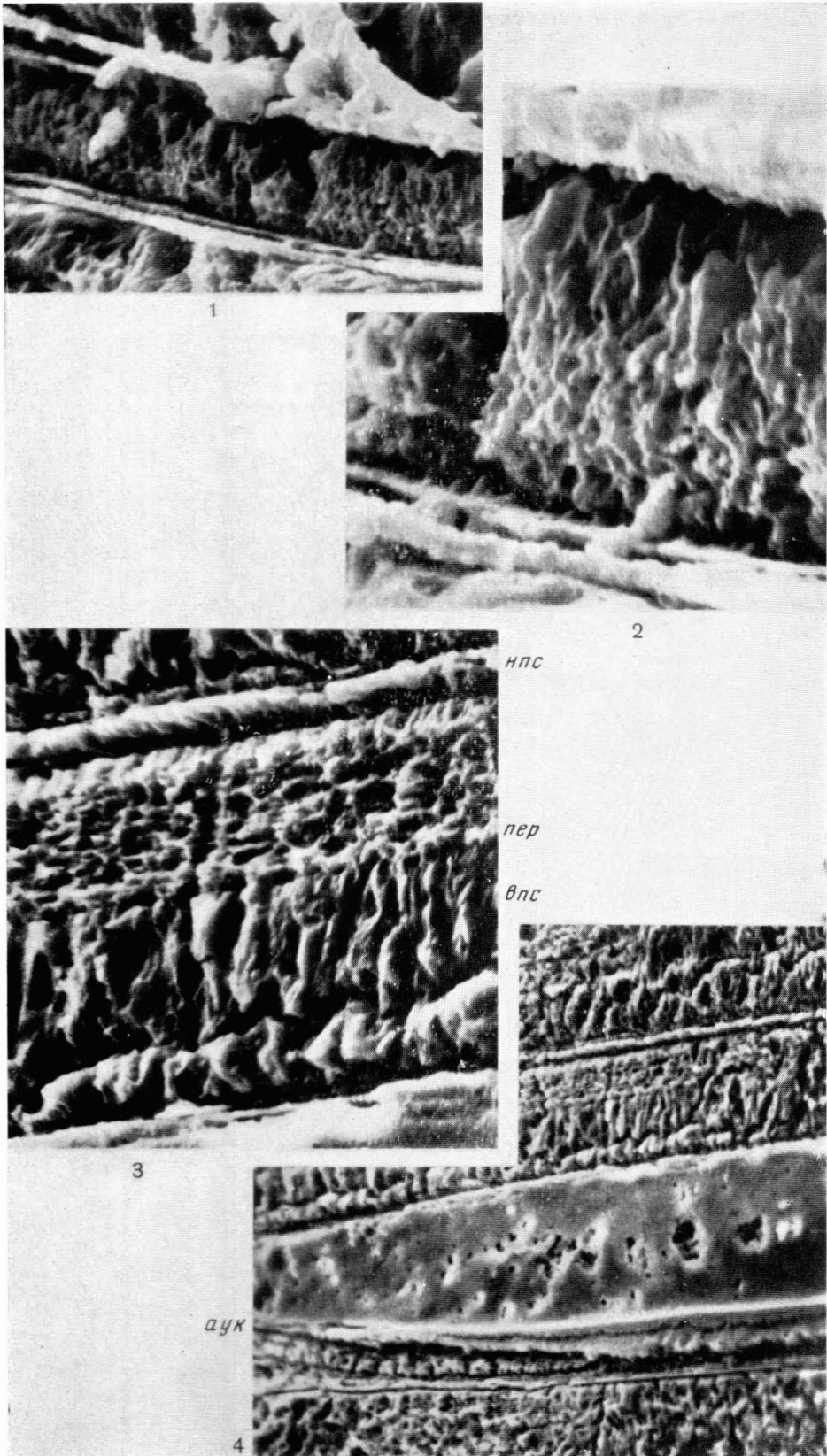


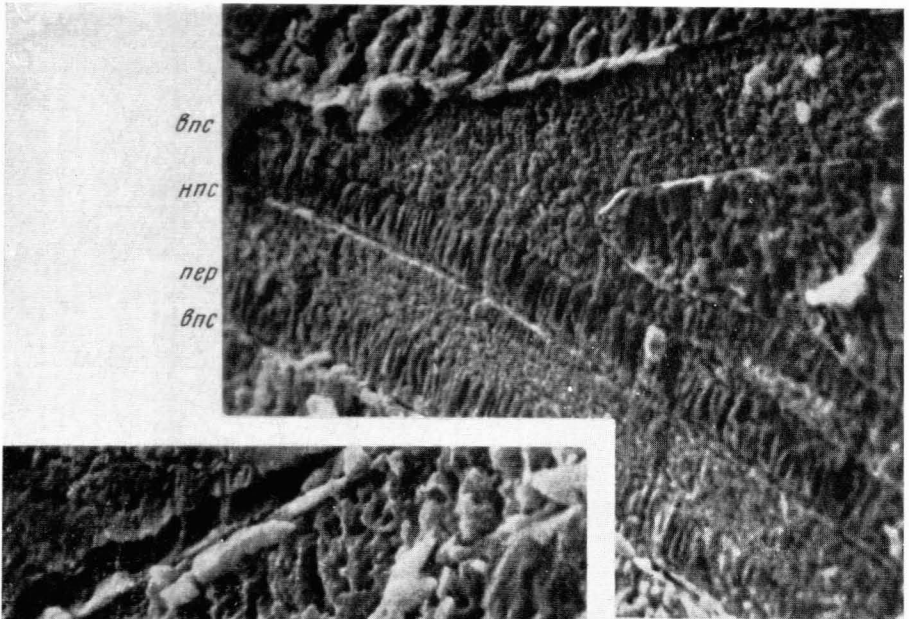
Рис. 2. Строение первичного валика у *Salfeldiella guettardi* (Rasp.); экз. № 143/1: а — электронномикроскопический снимок ( $\times 300$ ), б — трактовка снимка. Условные обозначения те же, что на рис. 1. Стрелка направлена к жилой камере

сторону предыдущего оборота. При изучении в электронном микроскопе Биркелунд и Гансен установили, что на умбиликальном шве выклиниваются наружный и перламутровый слои, а внутренний призматический слой образует дорсальную сторону всех оборотов, кроме первого. Та же картина наблюдалась на наших экземплярах (рис. 3). Д. Пальфраман (Palfgraman, 19676) считает, что у аммонитов, имеющих плоскоспиральную раковину, дорсальная стенка отсутствует. По-видимому, у разных групп аммонитов могут быть различные варианты способов построения дорсальной стенки. Совершенно ясно, что дорсальная стенка ни в одном из случаев не строится из полного числа слоев. Если бы это имело место, то внутренняя сторона раковины состояла бы из двойного набора слоев, что значительно утяжеляло бы ее и создавало бы для аммонита дополнительные трудности в придании равновесия телу. Совершенно очевидно, что необходимости в постройке двойной стенки у аммонитов не было и не могло быть.

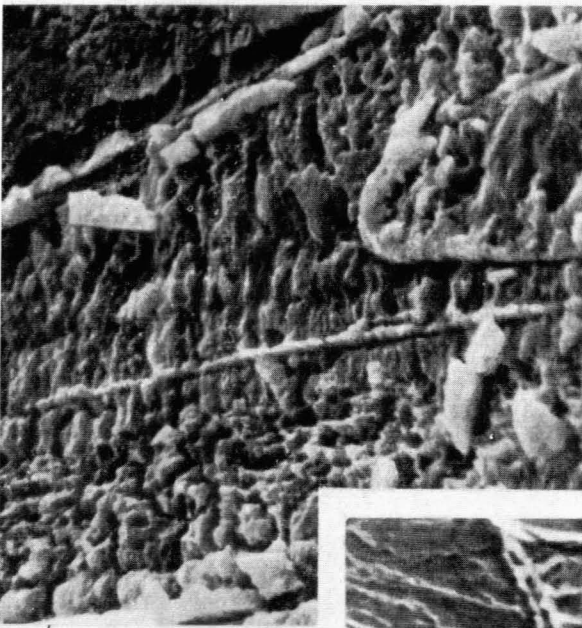
#### Объяснение к таблице I

Фиг. 1—4. *Salfeldiella guettardi* (Raspail), строение стенки раковины; 1, 2 — экз. № 143/1, призматический слой стенки первого оборота (1 —  $\times 1000$ , 2 —  $\times 3000$ ); 3, 4 — экз. № 143/2, трехслойная стенка четвертого оборота (3 —  $\times 1000$ , 4 —  $\times 300$ ); Северный Кавказ, р. Лаба; верхний апт. Условные обозначения те же, что на рис. 1; на фиг. 4 в нижней части виден сифон и ауксиллярные образования (аук) в стенке сифона.

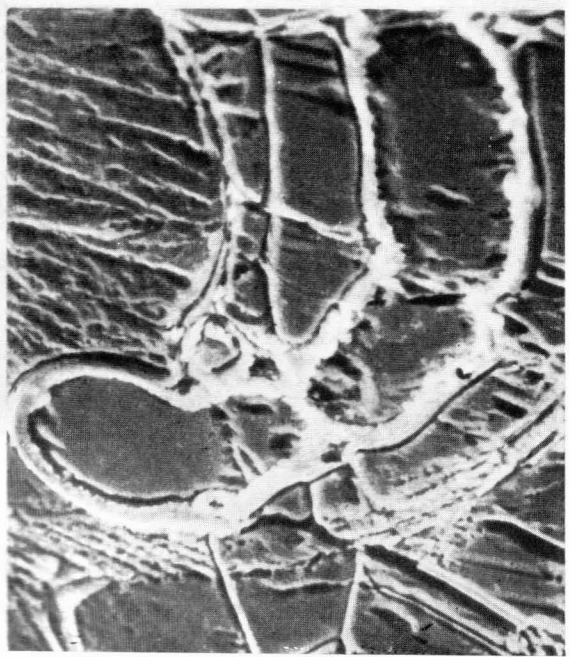




1



впс 2



3

**Положение первичного валика.** Это положение предлагается определять углом, образуемым при проведении прямых, из которых одна соединяет центр протоконха с вентральной стенкой просескты, а другая соединяет центр с серединой первичного валика (рис. 1). Образованный таким образом угол предлагается называть углом первичного валика. Ф. Гранжан (Grandjean, 1910), а вслед за ним и многие другие исследователи (Шульга-Нестеренко, 1926; Богословская, 1959 и др.) положение

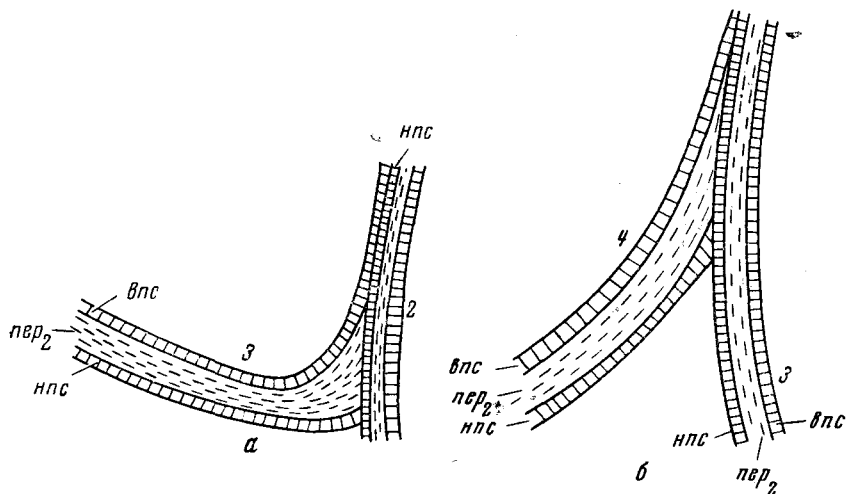


Рис. 3. Взаимоотношение двух оборотов: а — *Aconeceras trautscholdi* (Sinz.); экз. № А-7, второй и третий обороты; г. Ульяновск; нижний апт; б — *Protetragonites tauricus* Kul.-Voron.; экз. № 522/а, третий и четвертый обороты; Крым, р. Сарысу; берриас. Наружный призматический и перламутровый слои нового оборота выклиниваются, присоединяясь к предыдущему обороту. Внутренний призматический слой образует дорсальную стенку нового оборота. Условные обозначения те же, что на рис. 1

первичного валика определяли углом между прямыми, проходящими с одной стороны через центр протоконха и цекум, и с другой — через центр протоконха и первичный валик (рис. 1). К сожалению, цекум сохраняется сравнительно редко, а в тех случаях, когда он сохраняется, его форма и размеры варьируют в значительных пределах даже у представителей одного вида (Друщиц и Хиами, 1969б). В то же время определить положение начала оборота спирали и положение первой перегородки можно даже при отсутствии цекума. Вряд ли можно согласиться с предложением Эрбена, Флайса и Силя (Erben, Flajs und Siehl, 1969) включать в состав первого оборота протоконых и положение первичного валика определять с учетом протоконха. Фактически протоконых сам образует целый оборот. До сих пор во всех работах за начало первого оборота принималось положение первой септы, и изменять это общепринятое положение весьма нежелательно. Это приведет к крайней путанице терминологии, используемой при описании аммонитов.

#### Объяснение к таблице II

Фиг. 1, 2. *Salfeldiella guettardi* (Raspail); экз. № 143/2, прикрепление перегородки к дорсальной части оборота; хорошо видны трехслойная стенка раковины и наружный конхиолиновый слой (1 —  $\times 300$ , 2 —  $\times 1000$ ); 3 — *Zurcherella falcistriata* (Anthula); экз. № 143/3, цекум и первые четыре перегородки; сифон занимает центральное положение ( $\times 300$ ); Северный Кавказ, р. Лаба; верхний апт. Условные обозначения те же, что на рис. 1.

Величина угла первичного валика у аммонитов колеблется в больших пределах. У десмоцератид она составляет: *Beudanticeras* — 310°, *Zurcherella* — 282—290°, *Aconeceras* — 295°. Значительно меньших размеров углы первичного валика у филлоцератид: *Salfeldiella* — 260°, *Euphyloceras* — 275° и литоцератид: *Tetragonites* — 280° (табл. 1). По данным Гранжаана (Grandjean, 1910), угол первичного валика у *Goniatites listeri* из карбона равен 375°, т. е. превышает один оборот, у *Arcestes klipsteini* из триаса составляет 340°. У артинских аммонитов угол первичного валика достаточно большой, у проноритид и медликоттид он составляет 310—340°, у представителей *Thalassoceras* и *Waagenia* достигает 380°, т. е. больше одного оборота (Богословская, 1959).

Таблица 1

Размеры протоконха, раковины аммонителлы и угла первичного валика у раннемеловых аммонитов

Вид	Диаметр аммонителлы, мм	Диаметр протоконха, мм	Ширина протоконха, мм	Угол первичного валика, град
<i>Zurcherella falcistriata</i> (Anth.)	0,76—0,80	0,38—0,42	0,58	282—290
<i>Aconeceras trautscholdi</i> (Sinz.)	0,63	0,30—0,35	0,45	295
«Эмбрионы» <i>Aconeceras</i> sp.	—	0,29—0,35	0,43—0,45	—
<i>Beudanticeras laevigatum</i> (Sow.)	0,99	0,51—0,55	0,80	310
<i>Ptychophylloceras ptychoicum</i> (Quenst.)	0,57	0,32	—	—
<i>Euphyloceras subalpinum</i> (Anth.)	0,80	0,45	—	275
<i>Phyllopachyceras</i> sp.	0,76	0,44	0,55	—
<i>Salfeldiella guettardi</i> (Rasp.)	0,78	0,42	0,65	260
<i>Protetragonites tauricus</i> Kul.-Voron.	—	0,65	0,70	—
<i>Biasaloceras subsequens</i> (Karak.)	—	0,32—0,34	0,44	—
<i>Tetragonites duvalianus</i> (Orb.)	1,10	0,59	—	280

Рассмотренный выше угол первичного валика не дает представления об абсолютных размерах аммонителлы, как мы предложили называть аммонита, имевшего протоконх и первый оборот до первичного валика (Друщиц и Хиамы, 1969б). Лучше пользоваться размерами диаметра раковины. У десмоцератид он колеблется от 0,76 до 0,99 мм, у литоцератид (*Tetragonites*) равен 1,1 мм, у филлоцератид изменяется от 0,7 до 0,8 мм, только у *Ptychophylloceras* он составляет 0,6 мм. Примерно такой же размер аммонителлы отмечен у *Aconeceras* — 0,63 мм. Очень маленькие размеры раковин аммонителл приводит Пальфраман (Palframan, 1967а) для оксфордских аммонитов; эти размеры колеблются от 0,48 до 0,57 мм. У артинских аммонитов размеры аммонителл у одних видов составляют 0,58—0,60 мм, у других достигают 1,0—1,1 мм (Богословская, 1959). У девонских аммонитов диаметр раковины аммонителлы достигал 1,8—2,0 мм.

**Строение перегородок и септалных трубок.** Характерной чертой всех аммонитов является наличие перегородок, которые разделяют фрагмокон на отдельные гидростатические камеры (название «гидростатические» лучше отражает их назначение, чем «воздушные» или «газовые» камеры, особенно если предположить, что в этих камерах, так же как у современного наутилуса, кроме газа, была камерная жидкость).

Первые две септы, но особенно первая, по своему строению и толщине отличаются от всех остальных септ. Поэтому первую септу предлагали называть просептой, а вторую — первичной септой (Schindewolf, 1954); Эрбен, Флайс и Силь (Erben, Flajs and Siehl, 1968, 1969) рекомендовали просептой называть только первую перегородку, за второй закрепить название первой септы, а третью называть накросептой. Третья септа

в отличие от первых двух построена из перламутрового, или пластинчатого, слоя и значительно тоньше первых двух. Первая септа отличается от всех остальных септ целым рядом особенностей; поэтому за ней можно сохранить название просепты, считая следующую за ней второй септой, а не первичной (табл. II, фиг. 3). К числу этих особенностей следует отнести наличие в первую очередь в просептуре (первой лопастной

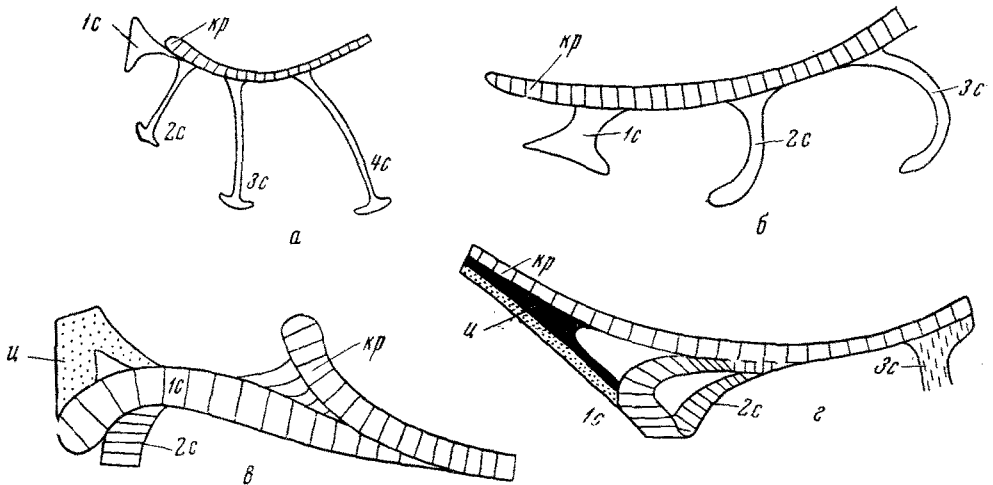


Рис. 4. Схема строения апикального конца протоконха: а — *Tetragonites duvalianus* (d'Orb.); Северный Кавказ; верхний апт; б — *Salfeldiella guettardi* (Rasp.); местонахождение и возраст те же; в — *Quenstedticeras (Bourkelamberti) henrici* (Douv.); Англия; келловей; г — *Androgymoceras cf. planicosta* (Sow.); Англия; нижняя юра (а, б — оригиналы, в, г — по Erben, Flajs und Siehl, 1969). Условные обозначения те же, что на рис. 1

линии) вентрального и дорсального седел. В качестве курьеза Эрбен (Erben, 1962) описал у протоконха одного аммонита (*Normannites vulgaricostatus*) две просепты и соответственно две просептуры. Он сделал два предположения о причинах этого явления, считая, что протоконх формировался в яичевых оболочках: 1) образование второй просепты можно объяснить удлинением личиночной стадии, 2) образование первой просепты произошло настолько быстро, что в оставшееся время личиночной фазы появилась возможность построить вторую просепту. Однако трудно объяснить, почему в данном случае строилась вторая просепта, а не следующая за ней вторая септа с вентральной и дорсальной лопастями.

Просепта построена из призматического слоя. На вентральной стороне она прикрепляется на сравнительно большом протяжении к внутренней стороне протоконха, а на дорсальной стороне — к апикальному концу протоконха и часто на некотором расстоянии от его внешнего края. Этот выступающий край протоконха получил название кромки (Kamm, flange, Flansch). Кромка построена из призматического слоя (так как представляет собой часть стенки протоконха) и имеет различную форму и длину (рис. 4); ее конец может быть утолщен или заострен, касаться цекума или располагаться от него на некотором расстоянии, быть довольно длинным или очень коротким. Линию прикрепления просепты к протоконху удалось наблюдать на некоторых шлифах. Такое же прикрепление наблюдали Биркелунд и Хансен (Birkelund and Hansen, 1968, фиг. 1—3) у поздне меловых аммонитов. На ряде фотографий в работе Эрбена, Флайса и Сийля (Erben, Flajs und Siehl, 1969, табл. 7, фиг. 3; табл. 8, фиг. 1) схемы которых мы предлагаем в нашей трактовке, хорошо прослеживается граница между кромкой и просептой (рис. 4). Однако упомянутые авторы придерживаются несколько иной точки зрения. Они считают, что

кромка и просепта представляют дериват — производную стенки протоконха, и ее назначение и функция поэтому не известны. Нам представляется, что трактовка роли кромки, предложенная Биркелунд и Гансеном, является более предпочтительной.

В просепте имеется овальное отверстие для цекума; не исключена возможность, что наличие в просепте вентрального и дорсального изгибов, образующих соответственно вентральное и дорсальное седла, коррелятивно связано с возникновением цекума, размеры которого всегда меньше седел. Вентральное и дорсальное седла представляют собой изгибы задней части тела, направленные вперед; они служили для цекума своеобразной защитой, местом расположения последнего. Вокруг цекума наблюдается тонкая известковая оболочка, полностью закрывающая отверстие в просепте. Таким образом, просепта у аммонитов так же, как и первая перегородка у современного наутилуса (по данным Эрбена, Флайса и Силя), была полностью закрыта. В отличие от аммонитов первая перегородка у наутилуса построена из наружного конхиолинового, довольно толстого перламутрового и внутреннего призматического слоев; последний слой также покрыт конхиолиновым слоем.

Вторая септа располагается вблизи первой и подобно ей построена из призматического слоя; по толщине она очень близка к просепте. Она прикрепляется либо непосредственно к протоконху, либо к основанию просепты (рис. 1, 4; табл. II, фиг. 3). В отличие от просепты у нее имеются сквозное отверстие для сифона и два новообразования — две лошасти (вентральная и дорсальная), возникшие в вершинах соответствующих седел просепты; их появление, возможно, коррелятивно связано с возникновением отверстия для сифона (Друщиц, 1956). Отвороты септ, окружающие отверстие для сифона, предлагается называть септальными трубками, независимо от их ориентировки и формы. Септальные трубки, направленные вперед, желателенно называть прохоанитовыми, направленные назад — ретрохоанитовыми, а имеющие отвороты, ориентированные и вперед и назад, — амфихоанитовыми (Друщиц и Хиами, 1969б).

Третья септа построена из пластинчатого слоя и обычно расположена на расстоянии, вдвое, а иногда втрое превышающем дистанцию между первой и второй септами. Образование третьей септы происходило, возможно, одновременно с возникновением первичного валика, когда мантия аммонита приобрела способность выделять перламутровый слой.

У первых двух септ меловых аммонитов септальные трубки амфихоанитовые. У третьей — шестой септ на дорсальной стороне они ретрохоанитовые, а на вентральной — амфихоанитовые. В начале второго оборота на дорсальной стороне они становятся также амфихоанитовыми. С увеличением размеров раковины длина задней ветви постепенно уменьшается, а передней увеличивается, и вскоре септальные трубки становятся прохоанитовыми.

У *Tetragonites duvalianus* септальные трубки в начале четвертого оборота с обеих сторон становятся прохоанитовыми. У *Salfeldiella* (рис. 5, B) и *Beudanticeras* септальные трубки становятся прохоанитовыми в конце третьего оборота. У *Zurcherella* это происходит только на четвертом обороте (рис. 5, A).

У *Arietites*, по наблюдениям Гранжана (Grandjean, 1910), первые видимые шесть перегородок имеют на дорсальной стороне ретрохоанитовые септальные трубки, а на вентральной стороне — амфихоанитовые. У всех артинских аммонитов, по данным А. Миллера и А. Анклесбея (Miller and Unclesbay, 1943), на ранней стадии септальные трубки ретрохоанитовые, но вскоре становятся прохоанитовыми. Это изменение у одних аммонитов происходит медленно, а у других очень быстро, иногда на протяжении  $\frac{1}{4}$  оборота. У *Uraloceras suessi* (Karp.) септальные трубки короткие, на первых четырех оборотах они ретрохоанитовые, в начале пятого оборота — амфихоанитовые, затем передняя ветвь по-

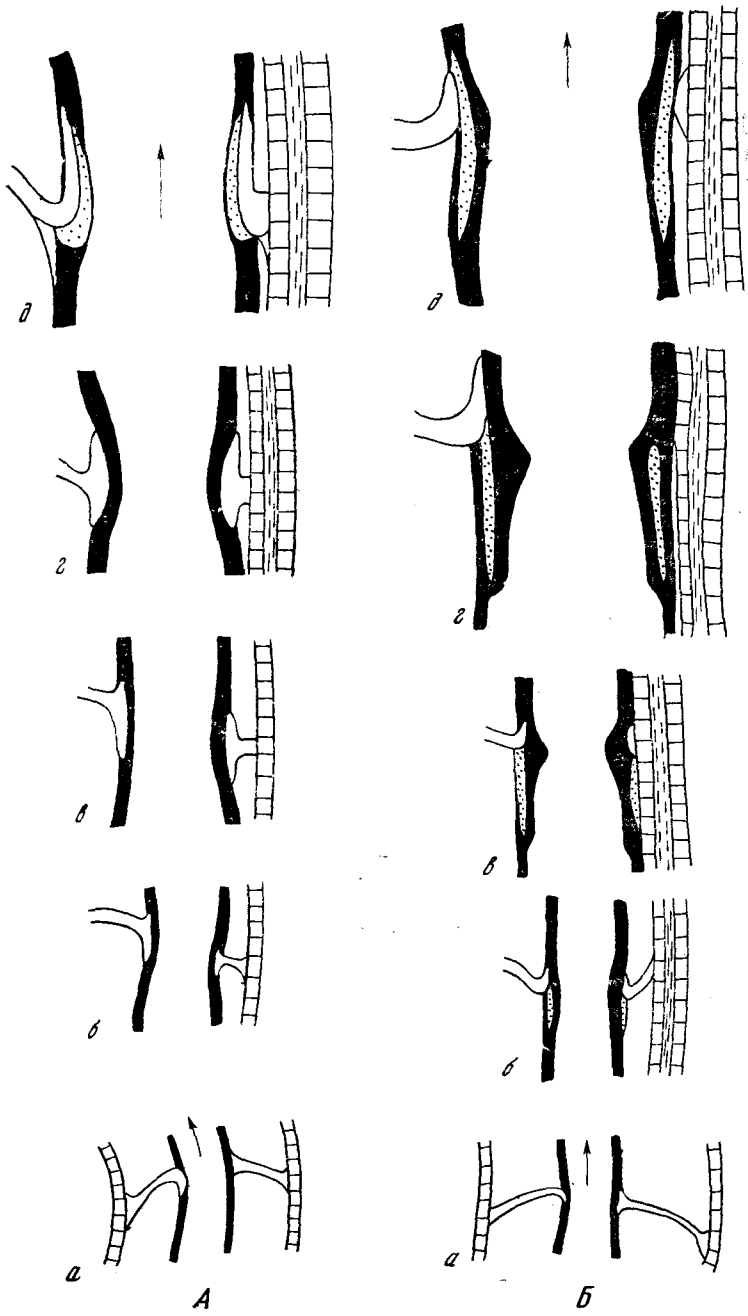


Рис. 5. Схема изменения септальных трубок в онтогенезе: А — *Zurcherella falcistriata* (Anth.); а — d — 5, 16, 28, 34 и 49-я перегородки; Дагестан, с. Акуша; верхний янт; Б — *Salfeldiella guetardi* (Rasp.); а — d — 3, 15, 26 и 43-я перегородки; d — на пятом-шестом обороте. На первом обороте стенка раковины однослойная, на последующих — трехслойная. Стрелка указывает направление к жилой камере

степенно удлиняется, а задняя, наоборот, укорачивается, и они становятся прохоанитовыми. У позднемеловых аммонитов (*Saghalinites wrighti* Birkelund) септальные трубки в начале спирали (с пятой перегородки) прохоанитовые, причем в четвертой перегородке септальная трубка на дорсальной стороне амфиохоанитовая, а на вентральной стороне она направлена только вперед. Таким образом, изменение направления септальных трубок происходит на вентральной стороне раньше, чем на дорсальной. Все септы изнутри прикрепляются к стенке раковинной трубки аммонита (табл. II, фиг. 1, 2).

Значительный интерес представляют данные о числе лопастей в первых перегородках (счет предлагается вести с одной стороны). В просепте у меловых аммонитов, по мнению В. В. Друщица (1956), могут быть либо две, либо три лопасти — боковая, умбиликальная и внутренняя боковая. У цератитов, по А. А. Шевыреву (1968), вторая линия устойчиво двухлопастная (не считая вентральной и дорсальной); по этому признаку они хорошо отличаются от агониатитов, но не могут отличаться от аммонитов, как считает Шевырев, так как у последних иногда наблюдаются тоже две лопасти. О. Шиндевольф в последней части своей большой монографии (Schindewolf, 1968) еще раз подчеркнул, что просептра у мезозойских аммонитов может состоять из двух или трех лопастей. Однако он отметил, что не существует закономерной связи между числом лопастей в первой и второй перегородках. Так, например, у *Schlotheimia angulata* из раннего лейаса в просепте установлено две лопасти, а во второй перегородке их три; наоборот, у *Lecanites glaucus* в просепте их три, а во второй перегородке только две. У всех исследованных нами аммонитов вторая и третья перегородки имеют по три лопасти на каждой стороне, не считая наружной и внутренней. Установить количество лопастей в просепте на протоконхе очень трудно; легче это сделать, если сохраняется первая перегородка в начале оборота спирали. В свое время Друщиц (1956) высказался против мнения Шиндевольфа о якобы независимом онто-филогенетическом развитии первой и второй лопастных линий. Эта точка зрения и сейчас не изменилась. Появление во второй линии еще одной лопасти вполне естественно и связано с прогрессивным развитием перегородок. Правда, обычно новые лопасти появляются несколько позднее, но не исключено и столь раннее их появление. Наоборот, сокращение числа лопастей во второй перегородке по сравнению с первой (второй случай по Шиндевольфу) требует проверки.

Сифон между септальными трубками окружен толстой конхиолиновой оболочкой, проницаемой для газа и внутрикамерной жидкости. У филлоцератид (*Salfeldiella*, *Ptychophylloceras*, *Phyllorhynchoceras*) имеются известковые соединительные кольца. У *Salfeldiella guettardi* удалось проследить постепенное развитие соединительных колец. Они появляются в конце второго оборота и становятся довольно длинными в конце третьего оборота. Соединительные кольца окружают сифон и направлены назад от перегородочного отверстия. Они окружены органической оболочкой и, по-видимому, ни морфологически, ни структурно не связаны с септальными трубками. Возможно, что соединительные кольца представляют собой ауксиллярные образования, описанные Г. Мутвеем (Mutvei, 1967). У наутилуса, по данным Мутвея, соединительные кольца состоят из двух слоев: внешнего пористого, призматического, непосредственно связанного с подобным слоем септы, и внутреннего конхиолинового, который является продолжением перламутрового слоя септы. Наоборот, у аммонитов соединительные кольца заменяются толстой конхиолиновой трубкой, причем ее самый наружный слой представляет собой продолжение конхиолинового слоя, покрывающего вентральную поверхность септы; крайняя вентральная часть этой конхиолиновой трубки обызвестчивается и образует кольцевое ауксиллярное образование. Эти известковые образования служат для тех же целей, что и у наутилуса.

Септы образуются так называемым септальным эпителием, покрывающим морфологически заднюю часть тела. Вначале эпителий строит первый тонкий конхиолиновый слой, который отделяет тело аммонита от гидростатической камеры. Затем выделяется перламутровый слой. Образование септы завершается созданием на ее поверхности второго тонкого конхиолинового слоя. После образования новой перегородки тело аммонита растет, увеличивается в размерах, передний край мантии строит новую часть раковинной трубки. Затем тело отделяется от перегородки и подтягивается вперед. В какой-то момент жизни моллюска септальный эпителий формирует сифон. Эпителий мантии выделяет вокруг него тонкую конхиолиновую оболочку, края которой у септы могут обызвествляться, создавая ауксиллярные образования, хорошо выраженные у филлоцератид. Конхиолиновый слой сифона связан с первым конхиолиновым слоем септы. Септальная трубка, направленная вперед, образуется за счет складки, возникшей в задней части тела аммонита. По-видимому, образование сравнительно толстой конхиолиновой оболочки вокруг сифона происходило в течение создания пластинчатого слоя септы.

Была ли личинка у аммонитов? О развитии аммонитов на ранних стадиях существуют две точки зрения. Большинство исследователей предполагают, что аммониты, подобно современным головоногим, развились прямым путем, без метаморфоза. Напротив, Эрбен (Erben, 1962, 1964—1965) выделил в онтогенезе аммонитов три стадии — эмбриональную, ларвальную и постларвальную. Эта мысль очень интересна и заслуживает серьезного внимания. В работе об эволюции древнейших аммонитов Эрбен (Erben, 1964—1965) подробно обосновывает свою точку зрения. В первую стадию — эмбриональную — образуется протоконх, совершенно гладкий, обычно без линий нарастания, хотя у некоторых видов они иногда наблюдаются. Окончание первой стадии, по мнению Эрбена, отмечается некоторыми морфологическими изменениями: устьевого края протоконха резко сужается; в линиях нарастания, если они имеются, возникает маленькая вентральная бухточка. Из яйцевых оболочек, как считает Эрбен, выходила личинка, имевшая протоконх. Она напоминала по внешнему виду скорее личинку-велигер, чем трохофору современных морских брюхоногих моллюсков. Трохофорные личинки морских брюхоногих имеют небольшие размеры, около 0,18 мм. Размеры протоконха у аммонитов изменяются от 0,24 до 0,65 мм. Известковый протоконх и линии нарастания, которые иногда встречаются на нем, указывают скорее на ранние стадии велигера. Трохофора современных брюхоногих имеет конхиолиновую раковинку, которая только позднее обызвествляется. Линии нарастания возникают только после образования первичной мантии (протомантии) на ранних стадиях велигера; на этой стадии наблюдается также некоторое изменение роста в виде слабого сужения раковинной трубки. На этом основании Эрбен делает вывод, что «первое изменение роста», которое находится на переднем крае протоконха аммонитов, возможно, соответствует поздней стадии трохофоры или, скорее, ранней стадии велигера. А раннеонтогенетическое развитие аммонитов, которое соответствует стадии трохофоры, происходило в яйцевых оболочках. В течение личиночной стадии аммонит строит первый оборот до первичного валика. Первый оборот у большинства аммонитов гладкий, без каких-либо линий нарастания; но у некоторых аммонитов появляются линии нарастания, которые бывают выражены по-разному — или очень ясно, или слабо. При их наличии расширяется и углубляется вентральная бухточка, и образуется широкое дорсальное седло, но еще отсутствуют настоящие вентральный и латеральный синусы. Поверхность раковины без каких-либо следов скульптуры. В течение личиночной стадии строится просепта — первая септа, отделяющая протоконх от начала спирали. Протоконх превращается в гидростатическую камеру. Первый

оборот служил жилой камерой. Личиночная стадия завершается образованием первичного валика или резким изменением высоты и ширины спирали в конце первого оборота.

Как уже отмечалось, у первичного валика выклинивается призматический слой, возникает и резко утолщается пластинчатый слой; за счет этого слоя образуется первичный валик.

Постларвальная стадия начинается с образования новых слоев раковины после первичного валика.

Таким образом, Эрбен различает в развитии аммонитов три стадии: эмбриональную, связанную с образованием протоконха, ларвальную, или личиночную, в течение которой образуется первый оборот и первичный валик, и постларвальную, которая начинается после образования первичного валика.

В соответствии со второй точкой зрения, в раннем онтогенезе аммониты проходят две стадии — эмбриональную и постэмбриональную (Друщиц, 1956; Друщиц и Хиами, 1969). Из яйцевых оболочек выходил аммонит, который имел эмбриональную раковину, состоявшую из протоконха и первого оборота. Эту стадию, напоминающую стадию нимф насекомых, было предложено называть аммонителлой (Друщиц и Хиами, 1969). Аммонителла имела длинное червеобразное тело, сжатое в спиннобрюшном направлении. Тело отделялось от протоконха просептой. Протоконх выполнял функцию первой гидростатической камеры. Диаметр раковины аммонителлы меловых аммонитов составлял 0,6—1,1 мм. Эмбриональное развитие аммонитов происходило, по-видимому, прямо, без метаморфоза, как оно происходит у всех современных головоногих моллюсков. Протоконх и первый оборот совершенно гладкие, не несут никаких следов скульптуры. Те линии нарастания, которые наблюдал Эрбен, вполне могут возникать и в течение эмбрионального развития. Об этом свидетельствует юношеская скульптура, которая наблюдается на первом обороте раковины свернутых наутилоидей. Найденные в нижнем апте г. Ульяновска эмбрионы дают возможность подтвердить эту точку зрения. Среди многочисленных эмбрионов были обнаружены экземпляры, раковина которых состоит из протоконха и первого оборота. У некоторых сохранился устьевой край, просифон и цекум или только просепта. По-видимому, у последних просифон и цекум были разрушены. У большинства экземпляров сохранились протоконх и часть разрушенного первого оборота. У них также не сохранились ни просепта, ни просифон, ни цекум.

После выхода из яйцевых оболочек аммонителлы некоторое время жили в толще воды — адаптировались к новым для них условиям. В это время передний край мантии усиленно выделял пластинчатый слой, за счет которого возникал первичный валик. Не исключена возможность, что в это же время строилась вторая перегородка. После адаптации к новым условиям аммониты начинали быстро расти. Они увеличивались в размерах, периодически надстраивали раковину и создавали новые септы. После первичного валика, как уже отмечалось, стенка раковины состояла из трех слоев. У многих десмоцератид, литоцератид и филлоцератид наблюдаются периодические утолщения раковинного слоя. Этим утолщениям на ядрах соответствуют пережимы. Утолщения возникали за счет резкого увеличения пластинчатого слоя. На раковине после первичного валика обычно появляется различного типа скульптура.

Трудно предположить, чтобы аммониты по своему онтогенезу резко отличались от всех остальных головоногих моллюсков и проходили стадии развития типа трохофоры или велигера, характерные для морских брюхоногих моллюсков. Скорее всего, аммониты развивались прямо, без личиночной стадии.

## ЛИТЕРАТУРА

- Богословская М. Ф. 1959. Внутреннее строение раковин некоторых артинских аммоноидей. Палеонтол. ж., № 1, стр. 49—57.
- Друщиц В. В. 1956. Нижнемеловые аммониты Крыма и Северного Кавказа. Изд-во Моск. ун-та, стр. 3—150.
- Друщиц В. В., Барсков И. С. и Хиами Н. 1969. Ультрамикроскопическая структура скелета двух позднеаптских аммонитов (*Zurcherella*, *Salfeldiella*). Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., № 2, стр. 157—158.
- Друщиц В. В. и Хиами Н. 1969а. Особенности ранних стадий онтогенеза некоторых раннемеловых аммонитов. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., № 2, стр. 156—157.
- Друщиц В. В. и Хиами Н. 1969б. О некоторых вопросах изучения ранних стадий онтогенеза аммонитов. Тез. докл. на совещ. по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов». М., стр. 26—30.
- Шевырев А. А. 1968. Триасовые аммоноидеи юга СССР. Тр. Палеонтол. ин-та АН СССР, т. 119, стр. 1—272.
- Шульга-Нестеренко М. И. 1926. Внутреннее строение раковины артинских аммонитов. Бюлл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. геол., т. 4, № 1—2, стр. 81—100.
- Birkelund T. 1967. Submicroscopic shell structures in early growth-stage of Maastrichtian ammonites (*Saghalinites* and *Scaphites*). Medd. Dansk. Geol. Foren., Bd. 47, H. 1, 95—101.
- Birkelund T. and Hansen H. J. 1968. Early shell growth and structures of the septa and the siphuncular tube in some Maastrichtian ammonites. Medd. Dansk Geol. Foren., Bd. 48, H. 1, 71—78.
- Erben H. K. 1962. Über den Prosipho, die Prosutur und die Ontogenie der Ammonoidea. Paläontol. Z., Bd. 36, H. 1/2, S. 99—108.
- Erben H. K. 1964—1965. Die Evolution der ältesten Ammonoidea. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., Bd. 120, S. 107—242; Bd. 122, S. 275—312.
- Erben H. K. 1966. Über den Ursprung der Ammonoidea. Biol. Rev. Camb. Philos. Soc., vol. 41, № 4, p. 641—658.
- Erben H. K., Flajs G. and Siehl A. 1968. Ammonoids: early ontogeny of ultra-microscopical shell structure. Nature, vol. 219, № 5152, p. 396—398.
- Erben H. K., Flajs G. und Siehl A. 1969. Die frühontogenetische Entwicklung der Schalenstruktur Ectocochleater Cephalopoden. Palaeontographica, Bd. 132, Abt. A, S. 1—54.
- Grandjéna F. 1910. Le siphon des ammonites et des belemnites. Bull. Soc. géol., France, 4 sér., t. 10, p. 496—519.
- Hyatt A. 1872. Fossil cephalopods of the Museum of comparative zoology. Embriology. Bull. Museum Compar. Zool. Harvard College, vol. 3, № 5, p. 59—111.
- Miller A. K. and Unklesbay A. G. 1943. The siphuncle of late Paleozoic ammonoids. J. Paleontol., vol. 17, № 1, p. 1—25.
- Mutvei H. 1967. On the microscopic shell structure in some Jurassic ammonoids. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., Bd. 129, № 2, p. 157—166.
- Palframan D. F. 1967a. Variation and ontogeny of some Oxford clay ammonites: *Distichoceras bicostatum* (Stahl) and *Horioceras baugieri* (d'Orbigny) from England. Paleontology, vol. 10, pt. 1, p. 60—94.
- Palframan D. F. 1967b. Mode of early shell growth in the ammonite *Promicroceras marstonense* Spath. Nature, vol. 216, № 5120, p. 1128—1130.
- Schindewolf O. H. 1954. On development, evolution and terminology of ammonoid suture line. Bull. Museum Compar. Zool. Cambridge, vol. 112, № 3, p. 217—237.
- Schindewolf O. H. 1968. Studien zur Stammesgeschichte der Ammoniten. Lief. VII. Abhandl. math.-naturw. Kl. Akad. Wissensch. und Liter. Mainz, № 3, S. 1—209.

Московский  
государственный университет

Статья поступила в редакцию  
4 VIII 1969